Title	アリー効果を入れたメタ個体群動態 (第4回生物数学の理論とその応用)
Author(s)	佐藤, 一憲
Citation	数理解析研究所講究録 (2008), 1597: 1-4
Issue Date	2008-05
URL	http://hdl.handle.net/2433/81763
Right	
Type	Departmental Bulletin Paper
Textversion	publisher

数理解析研究所講究録
第 1597 巻 2008 年 1-4

アリー効果を入れたメタ個体群動態

Metapopulation dynamics with Allee effects

佐藤一憲 (静岡大学)

Kazunori Sato (Shizuoka University)

概要

今回の発表では，格子空間上でアリー効果を入れたメタ個体群動態を論じた [1] の中に見られる問題点の中から，特に，ペア近似による解析方法と，“dynamical complexity” について取り上げて，このようなモデリングに関する報告をおこなった．

1 アリー効果を入れたメタ個体群動態モデルのペア近似による解析

ロジスティック方程式にアリー効果を入れたモデルとして

$$\frac{dx}{dt} = rx(x-a)\left(1-\frac{x}{K}\right)$$

は代表的なものである ([2])．ここで，x は集団サイズ，r は内的自然増加率，a は低密度の効果が表れる閾値，K は環境収容力である（ただし $0 < a < K$ とする）．このモデルのダイナミクスの特徴は，$0 \leq x(0) < a$ のときには 0 に，$x(0) > a$ のときには K に収束するという，初期値依存性 (双安定性) があることで，このことがアリー効果と呼ばれる現象に対応している．

一方，空間非明示的なメタ個体群動態モデルとして，[3] の

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep = (c-e)p\left(1-\frac{p}{1-\frac{e}{c}}\right) \tag{1}$$

がよく知られている．ただし，最後の等式は，ロジスティック方程式であることがすぐにわかるような形に変形してある．ここで，p は占有パッチの割合，c は占有パッチの新生率，e は占有パッチの絶滅率である．このモデルにアリー効果を入れたものとして [4] は

$$\frac{dp}{dt} = (c-e)p\left(1-\frac{p}{1-\frac{e}{c}}\right)\left(\frac{p}{1-\frac{e}{c}} - \frac{a}{1-\frac{e}{c}}\right) \tag{2}$$

のようなモデルを考えた．これは，形式的には，上述したロジスティック方程式にアリー効果を入れたものと考えられるが，パッチ新生の項だけでなく絶滅の項にもアリー効果がかかるようになっていることに注意しよう．

この [4] のモデルを格子空間上のダイナミクスとしてモデル化したものが [1] である．彼らはペア近似として次のようなものを考えた：

$$\frac{d\rho_+}{dt} = (c\rho_{+0} - e\rho_+)\frac{q_{+/0} - a}{\delta}, \tag{3}$$

$$\frac{d\rho_{++}}{dt} = (2c\rho_{+0}b - 2e\rho_{++})\frac{b-a}{\gamma}. \tag{4}$$

ここで，δ はアリー効果を入れる前の $q_{+/0}$ の平衡状態の値，b は ρ_{+0} がパッチ新生によって ρ_{++} へ変化することに関係する因子 $\frac{1}{z} + \frac{z-1}{z}q_{+/0}$，$\gamma$ はアリー効果を入れる前の b の平衡状態の値である．このような定式化は，たとえば，$q_{+/0} < a$ であっても，$q_{0/+} < \frac{e}{c}$ であれば，すなわち，空きパッチの周りに占有パッチが少なくても他の条件を満足していれば，占有パッチの割合は増加するという奇妙なことを許すことになってしまう（江副, パーソナルコミュニケーション）．さらに，

$$\frac{dq_{+/+}}{dt} = \frac{d(\rho_{++}/\rho_+)}{dt} = -\frac{\rho_{++}}{\rho_+^2}\frac{d\rho_+}{dt} + \frac{1}{\rho_+}\frac{d\rho_{++}}{dt}$$

に注意して（[5]），ρ_+ と $q_{+/+}$ の 2 変数に関する微分方程式系を考えると，ρ_+ や $q_{+/+}$ が確率として意味をもつための範囲である領域

$$\left\{(q_{+/+}, \rho_+) \,\middle|\, 0 \le q_{+/+} \le 1, 0 \le \rho_+ \le \frac{1}{2 - q_{+/+}}\right\} \Big\backslash \{(1,1)\}$$

が正不変ではないということを示すことができる．これらのことは，[1] のモデリングがあまり適当ではないことを示唆しているように思われる．

もう一度，[4] によるメタ個体群モデルへのアリー効果の入れ方を見直してみよう．(1) 式に対応する格子ロジスティックモデルは，(3) 式の右辺でアリー効果の項がないもの

$$\frac{d\rho_+}{dt} = c\rho_{+0} - e\rho_+ = (c-e)\rho_+\left(1 - \frac{q_{+/+}}{1 - \frac{e}{c}}\right)$$

であるから，(2) 式との形式的な対応づけを考えると，(3) 式はむしろ

$$\frac{d\rho_+}{dt} = (c\rho_{+0} - e\rho_+)\frac{q_{+/+} - a}{1 - \frac{e}{c}}$$

と変更した方がいいように思われる．あるいは，単位時間の取り方を変更することによって，右辺は定数倍の任意性があることに注意して

$$\frac{d\rho_+}{dt} = (c\rho_{+0} - e\rho_+)(\rho_+ - a)$$

としてもいいのかもしれない．いずれにしても [1] による (3) 式の定式化は不明瞭であり，さらに (4) 式に対応するものとしてどのようなものを考えればいいのか明らかではない．[6] のモデルは，パッチ新生の項だけにアリー効果を入れたものであるが，同様の考え方で上記のモデルを修正することができる（Sato, 準備中）．

2 "dynamical complexity" の出現は果たしてアリー効果によるものか

さらに [1] では，"dynamical complexity" という言葉を使って，アリー効果を導入することによって，平衡状態の個数が無限に増える，というような趣旨のことが述べられている．すなわち，彼らのモデルでは，平均場近似では 1 個の局所的に安定な内部平衡状態，ペア近似では 2 個の局所的に安定な内部平衡状態が得られるので，もっと高次の近似をおこなうことによって，局所的に安定な内部平衡状態の個数は増えるだろう（そして近似ではない真のモデルでは無限個の局所的に安定な内部平衡状態があるだろう）というものである．このような予測は，実は彼らが PTM とか DEM と呼ぶ全く別のモデルによって得られたものと考えられる．たとえば，PTM によって得られたと思われるカオス的な分岐図（ただし縦軸は平衡状態の値である）が示されているが，その PTM というモデルでは，各格子点の状態はもはや占有と空白の 2 状態のいずれかを取るのではなくて，区間 [0, 1] 上の任意の値を取るものであるし，連続時間上ではなくて離散時間上の次のようなダイナミクスにしたがうものである：

$$
\begin{aligned}
p_{t+1}(i,j) &= p_t(i,j) \\
&+ \left(c\frac{\sum[p_t(i,j)]}{z}[1-p_t(i,j)] - ep_t(i,j) \right) \frac{\frac{\sum[p_t(i,j)]}{z} - a}{\delta}. \quad (5)
\end{aligned}
$$

ここで，$p_t(i,j)$ は 2 次元正方格子の格子点 (i,j) 上の時刻 t における値，$\sum[p_t(i,j)]$ は最近接格子点上の値を足し合わせたものであり，von Neumann 近傍の場合には

$$
\sum[p_t(i,j)] = p_t(i+1,j) + p_t(i-1,j) + p_t(i,j+1) + p_t(i,j-1)
$$

となる．これは，各格子点の内部状態をあるルールで更新させた（局所的に個体群ダイナミクスを考えた）あとに，他の格子点間での相互作用（移動による個体の入れ替え）をおこなうというような，いわゆる結合写像格子（coupled map lattice）とも違っていることに注意されたい．また，(5) 式をメタ個体群ではなくて単一個体群の場合に適用すると

$$
p_{t+1}(i,j) = p_t(i,j) + [cp_t(i,j)\{1-p_t(i,j)\} - ep_t(i,j)]\frac{p_t(i,j)-a}{\delta}
$$

となるが，この場合には，パラメータを適当に選ぶことによって（縦軸は平衡状態の値ではなくて十分に時間が経過した後に取りうる $p_t(i,j)$ の値であるが）全く同じような分岐図を再現することができる（Sato & Kinoshita, 準備中）．

参考文献

[1] Hui, C. & Li, Z. (2004). Distribution patterns of metapopulation determined by Allee effects. *Population Ecology* **46:** 55–63.

[2] 巖佐庸. (1990). 数理生物学入門. pp.7-8. HBJ 出版局.

[3] Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15:** 237–240.

[4] Amarasekare, P. (1998). Allee effects in metapopulation dynamics. *The American Naturalist* **152:** 298–302.

[5] Harada, Y. & Iwasa, Y. (1994). Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. *Researches on Population Ecology* **36:** 237–249.

[6] Zhou, S.-R. & Wang, G. (2004). Allee-like effects in metapopulation dynamics. *Mathematical Biosciences* **189:** 103–113.